# Mitteilungen aus der Biologischen Versuchsanstalt der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften

Botanische Abteilung, Vorstand Wilhelm Figdor

13.

# Über die thigmotropische Empfindlichkeit der Asparagus-Sprosse

Von

# Wilhelm Figdor

(Mit 1 Textfigur)

(Vorgelegt in der Sitzung am 10. Juni 1915)

Ein Empfindungsvermögen gegenüber Tast- und Berührungsreizen, das den Tieren ganz allgemein zukommt, ist bei Pflanzen verhältnismäßig selten ausgebildet. Letztere reagieren ausnahmslos — von den niedrigsten Lebewesen abgesehen, bei denen eine weitergehende Differenzierung noch nicht eingetreten ist — niemals als Ganzes auf Reize ebenerwähnter Art, wie der äußere Anblick lehrt. Stets erweisen sich nur einzelne Teile, Organe der Pflanzen, ihrer morphologischen Wertigkeit nach Stämme oder auch Blätter (unter Umständen metamorphosierte, die dann Ranken heißen) sowie Wurzeln als kontaktempfindlich.

Daß die Kontaktreizbarkeit in mannigfacher Weise (entweder richtend oder gestaltend oder auch gleichzeitig richtend und gestaltend) die eben erwähnten Organe beeinflussen kann, ist durch zahlreiche Beobachtungen erwiesen. Es ist hier nicht die Stelle, alle diese 1 anzuführen, sondern es soll

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Zusammenstellungen hierüber sind bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II (1904), p. 379 u. f. u. Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (bei G. Fischer in Jena 1913), p. 647 u. f. zu finden.

nur das Bekannte, insoweit sich eine richtende Wirkung infolge einer Berührung, also die Erscheinung des Thigmotropismus (Haptotropismus), bemerkbar macht, betreffs oberirdischer Achsen allein erwähnt werden, da sich die nachfolgenden Ausführungen nur auf solche und zwar des Genus Asparagus (Liliacee) beziehen. Diese Art der Reizbarkeit beziehungsweise Reaktion wurde bei demselben bisher überhaupt nicht beobachtet und ist bei Monocotyledonen, soweit ich die einschlägige Literatur überblicke, zuerst für die Hypocotyle (und zwar bloß für diese) von Avena sativa von van der Wolk nachgewiesen worden. Später hat A. Wilschke<sup>2</sup> gezeigt, daß eben dieselben Organe von Phalaris canaricusis, Lolium perenne, Phleum pratense und Panicum miliaceum durch die gleiche Eigentünslichkeit ausgezeichnet sind. Jedoch hat sich die Reizbarkeit nur bei letztgenannter Pflanze als einigermaßen bedeutend gezeigt; eine besondere biologische Bedeutung kommt dieser wohl überhaupt nicht zu.

Bei den Dicotyledonen sind thigmotropische Reaktionen unvergleichlich weiter verbreitet als bei den Monocotyledonen. Die einzelnen Vertreter ersterer, deren Sprosse thigmotropisch reizbar sind, zeichnen sich auffälligerweise sämtlich dadurch aus, daß sie die gleiche Lebensweise führen; sie sind nämlich Kletterpflanzen (Lianen).<sup>3</sup> So besitzen die verschiedenen Cuscula-Arten <sup>4</sup> Achsen, die abwechselnd der Länge nach mit Kontaktreizbarkeit und einem Windevermögen ausgestattet sind, die Vertreter der Gattung Lophospermum,<sup>5</sup> deren Sprosse

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> van der Wolk, P. C., Investigation of the transmission of light stimuli in the seedlings of Avena, Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. Proceedings of the Meeting Octob. 1911, p. 327.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Wilschke A., Über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Gramineenkeinlingen und deren Empfindlichkeit für Kontaktreize. Diese Sitzungsberichte, Bd. 122, Abt. I (1913).

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Vgl. H. Schenk, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Liauen etc. in Schimper's Bot. Mitteilungen aus den Tropen, Heft IV (1892).

Vgl. diesbezüglich auch Spisar, Beiträge zur Physiologie der *Cuscuta Gronovii* Willd., Ber. d. Deutschen bot. Ges., Bd. 28 (1910), p. 329 u. f.

<sup>5</sup> Ch. Darwin, Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Aus dem Englischen übersetzt von V. Carus (Stuttgart 1876), p. 55. Vgl. ferner Derschau, Einfluß von Kontakt und Zug auf rankende

nur wenig empfindlich sind, hingegen klettern mit Hilfe ihrer Blattstiele und bei zwei Varietäten von Antirchinum majns var. 3-angustifolium und var. 7-ramosissimum Willk. u. L., A. tortuosum Bosc. Chav., A. siculum Ucr. und A. nutalliunum Benth. ranken allein die Seitenäste, während die Hauptachsen in normaler Richtung orthotrop aufwärts wachsen. Aber nicht nur krautartige Gewächse, wie die bisher genannten, sondern auch Sträucher, manchmal sogar baumartige, deren junge Zweige sich rankenartig zu krümmen vermögen, müssen als hierher gehörig genannt werden.2 Eine Zusammenstellung dieser, die teilweise sicherlich nicht nahe verwandten Familien (Polygalaceen, Hippocrateaceen, Connaraceen, Papilionaceen, Mimosaceen, Anonaceen, Rhamnaceen und Thymelaeaceen) angehören, findet sich bei Schenk<sup>3</sup> und kann auf Einzelheiten der interessanten morphologischen Verhältnisse hier nicht eingegangen werden. Es möge nur darauf aufmerksam gemacht werden, daß selbst ein und dieselbe Pflanze (Machaerium spec.) an bestimmten Stellen der Achse neben gewöhnlichen Zweigen solche trägt, die in reizbare, rankenähnliche, blattlose Gebilde umgewandelt sind und unter Umständen wieder in typische Zweige übergehen können. Die Rankenzweige sind dünn, schmächtig, blattlos und bestehen aus zahlreichen Internodien. Die Nebenblätter erscheinen als scharfe rückwärts gekrümmte Haken (Stipulardornen) ausgebildet, mittels der die jungen Zweige sich an Stützen anheften. Gelegentlich findet auch eine eigentümliche Arbeitsteilung statt, z. B. bei einer Hippocratea-Art; zweierlei Arten von Zweigen, für Kontakt empfindliche und nicht empfindliche kommen daselbst vor, die

Blattstiele. Leipziger Inauguraldissertation. Auch die Blütenstiele der naheverwandten *Maurandia semperflorens* sind für Kontakt reizbar. Siehe Darwin, l. e., p. 55 und 64.

<sup>1</sup> Siehe Schenk, L.c., p. 177 u. f.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Dieselben sind durch F. Müller als Zweigklimmer (Zweigkletterer) bekannt geworden. Vgl. Fritz Müller, Zweigklimmer. Kosmos, Jahrg. VI (1883), p. 321 bis 329. Ref. bot. Zentralbl., Bd. XIV (1893), p. 13 und 55. Vgl. auch F. Müller, Notes on some of the climbing plants near Desterro in South Brazil, in a letter to Ch. Darwin, Journal of the Linnean society. Botany Bd. IX (1867), p. 344.

<sup>3</sup> Schenk, l. c., p. 201.

sich ihrem Aussehen nach gar nicht voneinander unterscheiden und, außer durch ihr physiologisches Verhalten, nur ihrer gesetzmäßigen Stellung zufolge an der Achse als solche erkannt werden können.

Die Empfindlichkeit von wirklichen Stammgebilden, also nicht irgendwie umgewandelten, äußert sich infolge eines Berührungsreizes, der eine gewisse Zeit hindurch hinreichend stark eingewirkt haben muß, anscheinend in ganz ähnlicher Weise, wie es bei den Ranken der Fall ist, wenn wir eventuell auftretende sekundäre Dickenwachstumserscheinungen außer acht lassen. Die betreffenden Sprosse führen Krümmungen, manchmal sogar Umschlingungen aus. Auch treten schneckenförmige Bildungen an solchen Zweigen auf, die keine Gelegenheit hatten, eine Stütze zu ergreifen, welches Vorkommnis zuerst bei Machaerium violaceum beobachtet wurde. Schließlich sei der Vollständigkeit halber erwähnt, daß es auch Achsenbildungen (Zweige, Dornen und Blütenstiele) gibt, die schon von vorneherein gekrümmt sind und deren Sensibilität, Druck oder Reibung gegenüber, sich allein durch eine Verdickung kenntlich macht. Diese Verhältnisse wurden erst durch Treub<sup>2</sup> aufgedeckt und dann durch Ewart<sup>3</sup> nach der physiologischen Seite hin studiert.

Gelegentlich des Versetzens von Keimpflanzen von Asparagus plumosus Baker var. nanus fiel mir auf, daß ein Keimsproß nach einer Berührung, die von einer Seite her erfolgte, sich ganz auffällig dorthin krümmte. Diese Beobachtung bildete den Ausgangspunkt zu der nachfolgenden Studie. Es hat sich ergeben, daß nicht allein die Keimachsen der ebenerwähnten Varietät, sondern auch die späterhin gebildeten oberirdischen Sprosse in einem gewissen Alters-

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> F. Müller (siehe Fußnote 2 auf p. 355) sah dies bei einer *Dalbergia-A*rt mit hakentragenden Rankenzweigen, welche Pflanze dann später durch Schenk mit der eben erwähnten identifiziert wurde. Vgl. H. Schenk, l. c., p. 212.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Treub, Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, Bd. III (1883), p. 44 u. f.

<sup>3</sup> Ewart A. J., On contact irritability. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, Bd. XV (1898), p. 187, Vgl. auch Ricca, Un nuovo tipo di cirri. Malpighia XVII (1903).

stadium bei günstigen Wachstumsverhältnissen die gleiche Erscheinung zeigen, also thigmotropisch reizbar sind. Dasselbe gilt betreffs einiger anderer Varietäten dieser Art (A. plumosus Baker var. robustus, A. plumosus var. Blampiedii, A. plumosus var. Frochelii), 1 ferner hinsichtlich des A. decumbens Jacq. (Hort. Schoenbr. i. 97) = crispus Lam. (Encyc. i. 295) A. verticillatus Linn., A. Sprengeri Regel, A. acutifolius Linn. und A. spinosus, 2 während die Keimsprosse von A. officinalis Linn. und sämtliche Sprosse von A. medeoloides Thunb. 3 sich einer Berührung gegenüber bei gleicher Versuchsanstellung als unempfindlich erwiesen haben. 4 Andere Vertreter dieser Gattung 5 konnte ich bisher leider nicht in genügender Zahl für Versuchszwecke in Kultur nehmen: erst weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob auch sie mit dieser Art der Reizbarkeit ausgestattet sind oder nicht.

Damit die Erscheinung des Thigmotropismus bei den eigentümlichen Wachstumsverhältnissen der Vertreter des Genus Asparagus nicht vorgetäuscht werde, ist es notwendig, zunächst den morphologischen Aufbau der Sproßsysteme und die Lebensweise der untersuchten Arten zu besprechen. Erst dann soll auseinandergesetzt werden, unter welchen Bedingungen und auf welche Weise die Empfindlichkeit der Sprosse einer Berührung gegenüber zum Ausdruck kommt. Es wird die Art der Reizung durch verschiedene Medien zu

<sup>1</sup> Das verschiedene physiologische Verhalten der Sproßsysteme und Hand in Hand damit die verschiedene Tracht der Pflanzen hat zur Aufstellung der angegebenen Varietäten von A. plumosus geführt. Das Samenmaterial wurde teils von Wiener Firmen, teils von Haage & Schmidt in Erfurt bezogen.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Nach dem Index kewensis gibt es nur einen A. spinosissimus Dinter.

<sup>3</sup> Diese Art wird von manchen Autoren als Myrsiphyllum asparagoides Willd, von dem Genus Asparagus abgetrennt.

<sup>1</sup> Ältere Achsen der vorletzt genannten Art werden sicherlich dasselbe zeigen.

Während J. G. Baker (Revision of the genera and species of Asparagaceae. The journal of the Linnean society. Botany Bd. 14 [1875], p. 508 u. f.) insgesamt 259 Arten unterscheidet, erwähnt Engler bei der Bearbeitung der Liliaceae (Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfamilien, Bd. II, 5. Abt. [1888] nur etwa 100 tropische und temperierte Arten der alten Welt.

erwähnen sein, die Größe der Empfindlichkeit der Sprosse, wie sich die Achsenteile, beziehungsweise die Niederblätter verhalten, wenn sie allein gereizt werden, welchen Einfluß die Reizung antagonistischer Seiten auf das Krümmungsvermögen der Achse ausübt und ob sich Reizleitungsvorgänge nachweisen lassen.

Auf einige andere naheliegende Fragen, unter anderem die Mechanik der Krümmungsbewegungen, gedenke ich noch andernorts zurückzukommen. Im allgemeinen hat sich bisher gezeigt, daß bei den untersuchten Asparagus-Arten ganz analoge Verhältnisse vorliegen, wie sie für die Ranken, den typischen Beispielen der Tastreizbarkeit, nachgewiesen wurden.

# Das Wachstum der untersuchten Asparagus-Arten.

Es ist den Systematikern bereits aufgefallen, daß die oberirdischen Organe der Vertreter der Gattung Asparagus - abgesehen von ihrer Anpassung an eine xerophytische Lebensweise (Phyllokladienbildung 1) — ganz eigenartige biologische Verhältnisse aufweisen. So bezeichnet bereits Baker<sup>2</sup> die Sproßsysteme der einzelnen Arten teils als scandentes (klimmend), teils als ascendentes (aufsteigend) oder auch als volubiles (schlingend). Der Vollständigkeit halber soll daran erinnert werden, daß es außerdem wenigstens eine Art (A. officinalis L.) gibt, deren Achsen zeitlebens gänzlich gerade (orthotrop) aufwärts wachsen. Diese Mannigfaltigkeit wird noch dadurch gesteigert, daß die einzelnen Sprosse selbst bei ein und derselben Art oftmals in Abhängigkeit von ihrem relativen Alter in physiologischer Hinsicht verschieden reagieren. Die äußere Form, Tracht der ganzen Pflanze, wird hierdurch naturgemäß beeinflußt. Da zu den nachfolgenden Untersuchungen verschiedenartige Typen ver-

<sup>1</sup> Zweigelt, Was sind die Phyllokladien der Asparageen? Österr. bot. Zeitschrift, Jahrg. 63 (1913), p. 313 u. f. Vgl. auch die daselbst angeführte Literatur und Buscalioni, Sulla morfologia et anatomia delle Asparagacee in rapporto colla natura dei così detti cladodi. Boll. Acc. Gioenia Sc. nat. Catania 1912). Fasc. XXII, 2. serie.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Baker J. G., l. c., p. 594.

wendet wurden, um auch betreffs der Verbreitung der Tastreizbarkeit innerhalb des Genus Asparagus Klarheit zu schaffen, ist es notwendig, den ganzen Verlauf der Entwicklung bei den einzelnen Arten nach der eben erwähnten Richtung hin von der Keimung an zu verfolgen.

Hinsichtlich des A. officinalis soll noch erwähnt werden, daß die Plumula der Sämlinge dieser Art circumnutiert, wie Ch. Darwin beobachtet hat. Bei A. acutifolius, A. Sprengeri, A. spinosus und A. decumbens wachsen die Keimsprosse während ihrer ganzen Entwicklung und einige wenige (zwei bis drei) nach diesen gebildete Achsen<sup>2</sup> anfänglich zwar auch ganz gerade (orthotrop 3) aufwärts, gleichbleibende äußere Verhältnisse vorausgesetzt, nach dem Erreichen einer gewissen Länge beginnen jedoch die Spitzen der Folgesprosse in verschieden starkem Grade unregelmäßig zu nutieren. Infolge dieser Eigentümlichkeit neigen sie leicht. Je schwächer sie sind um so eher geschieht dies, wegen des eigenen Gewichtes 5 und der sukzessive sich bildenden Seitenauszweigungen, die mehr minder rechtwinkelig von der Mutterachse ausladen, nach der einen oder anderen Seite über: 6 es findet nur dann nicht statt, wenn die Pflanze in der nächsten Umgebung befindliche Gegenstände antrifft. auf die sie sich stützen kann, wie dies die typischen Spreiz-

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Vgl. Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Aus dem Englischen übersetzt von J. V. Carus (Stuttgart, 1881), p. 49 und 50. Daselbst wird auch erwähnt: »Eine geringe Zunahme in dem Vermögen zu zirkumnutieren und in der Biegsamkeit des Stengels würde den gemeinen Spargel in eine windende Pflanze umwandeln, wie es bei einer Spezies dieser Gattung, nämlich bei A. scandens, eingetreten ist.«

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Der Kürze halber werde ich die nach den Keimachsen auftretenden Sprosse als »Folgesprosse« bezeichnen.

<sup>3</sup> Am wenigsten lang wächst A. decumbens gerade, dessen Stengel überaus weich sind und oftmals eine Art von »unterbrochener Nutation», zeigen.

<sup>4</sup> Ob es sich hier um eine überaus auffällige Form der »Zirkumnutation« handelt, habe ich nicht untersucht.

<sup>5</sup> Es handelt sich demnach hier um eine »Lastkrümmung». Vgl. Wiesner, Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Diese Sitzungsberichte, Bd. 111 (1902), p. 733.

<sup>6</sup> Dasselbe kann man manchmal auch an Keimsprossen beobachten.

klimmer 1 charakterisiert. A. acutifolius ist, wie ich aus eigener, in unserem Süden gewonnener Anschauung weiß, ein solcher, 2 ebenso wenigstens nach Beobachtungen von Gewächshauskulturen A. Sprengeri und, wie es scheint, auch A. decumbens. 3

Komplizierter sind die Verhältnisse bei A. verticillatus, A. plumosus und dessen verschiedenen Varietäten. Bei ersterer Art verhalten sich zwar die Keimsprosse und die während der Individualentwicklung nächstgebildeten Achsen in ihrer Jugend ebenso, wie ich es für die vorher genannten Arten erwähnt habe; wenn jedoch die Pflanzen genügend kräftig geworden sind, werden die Achsen später ausschließlich zu typischen Windesprossen. Das gleiche ist bei A. plumosus zu beobachten, nur mit dem Unterschied, daß schon der Keimsproß, bevor er sein Wachstum ganz abgeschlossen hat, in plagiotroper Richtung in verschieden starkem Grade wächst und dorsiventral wird. In verstärktem Maße gilt dies betreffs einiger, der Zahl nach verschiedener, später gebildeter Achsen, bevor die Windesprosse 5 auftreten. Die beiden letzterwähnten

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Unter Umständen dienen außer den Seitenachsen und Phyllokladien auch die Auswüchse (Dornen) der hypopeltaten schildförmigen Niederblätter (vgl. Goebel, Organographie, I. Aufl., II. Teil [1900], p. 528) direkt zur Befestigung an geeigneten Stellen.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Schenk, l. c., p. 77, erwähnt dasselbe. Nur einmal beobachtete ich an einem Topfexemplar dieser Art einen Windesproß.

<sup>3</sup> Es gelang mir leider noch nicht, diese Art in großer Menge zu kultivieren, um hierüber volle Klarheit zu erlangen.

<sup>1</sup> In der Jugend kann man diese mit Goebel (l. c., p. 636 und 637) gat als »Sucher-« oder »Suchsprosse« bezeichnen.

<sup>5</sup> A. plumosus var. nonus soll nach Reinke nicht klimmen, welche Behauptung wohl darauf zurückzuführen ist, daß er nur Sämlinge beobachtet hat. Vgl. Reinke. Die Assimilationsorgane der Asparageen. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 31 (1898), p. 221 bis 223. Schenk, l. c., p. 124, bezeichnet die Asparagus-Arten als Linkswinder. Einmal beobachtete ich jedoch bei A. verticillatus, und zwar an ein und demselben Sprosse, daß dieser zuerst nach links und dann nach rechts wand. Newcombe macht zanz die gleiche Angabe betreffs des A. plumosus Baker var. nanus und zwähnt auch, daß die Sprosse sich selbst umwinden können. Vgl. Newcombe C. F.. Sensitive life of Asparagus plumosus. A morpho-physiological study. Beihefte zum bot. Zentralblatt, Bd. 31 (1913), p. 13 ff. Ein Verzeichnis der Planzen, die bald nach dieser, bald nach jener Richtung winden, ist bei Schenk, l. c., p. 125, zu finden. Bei manchen Asparagus-Arten ist die ganze

Arten sind demnach leicht beschaffbare Objekte dafür, daß selbst das einzelne Individuum während der Ontogenese gänzlich seine Lebensweise ändern kann, indem die Pflanze in der Jugend als Spreizklimmer, später als Windepflanze ihr Fortkommen sucht. A. medeoloides, deren Sprosse von allem Anfang an zu winden scheinen und sich als nicht thigmotropisch reizbar erwiesen haben, werde ich hier nicht weiter berücksichtigen.

Wir haben also gesehen, daß die Keim- und Folgesprosse, was immer auch aus letzteren werden mag, anfänglich bei allen Arten ganz gerade aufwärts wachsen. Eine Einschränkung diesbezüglich ist nur manchmal hinsichtlich der nach genügender Erstarkung der Pflanze später auftretenden Achsen zu machen, insofern dieselben zwar auch ein geradliniges Wachstum aufweisen, jedoch von dem Momente des Hervortretens aus dem Erdboden mit der Vertikalen oftmals einen Winkel von verschiedener Größe (sogar bis zu 45°) einschließen. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird diese schiefe Lage der Sprosse dem Horizont gegenüber durch ihre Anlage am Vegetationspunkt des unterirdischen Stammes bedingt, beziehungsweise rein mechanisch durch die Niederblätter, in deren Achseln die Sprosse entstehen; vielleicht spielt auch die richtende Wirkung des Lichtes hierbei eine Rolle.

Da schon die ersten Beobachtungen betreffs des Thigmotropismus der Asparagus-Sprosse gezeigt hatten, daß es sich auch hier um eine Wachstumserscheinung handelt, schien es mir wünschenswert, die Verteilung der Wachstumsintensität

nutierende Spitze in einer vertikalen Ebene gekrümmt. Vgl. C. E. B. Breme-kamp, Die rotierende Nutation und der Geotropismus der Windepflanzen. Extrait du Recueil des travaux botaniques Néerlandais. Vol. IX (1912), p. 281 u. f. (p. 11 des Separatabdruckes) und W. Nienburg, Die Nutationsbewegungen junger Windepflanzen. Flora oder allgemeine botanische Zeitung. Der ganzen Reihe 102. Bd. (1911), p. 117 u. f.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Nach Darwin (l. c., p. 32) scheint sich Combretum argenteum ganz ähnlich zu verhalten, indem es anfangs kurze, nicht rotierende, dann windende Sprosse treibt, also zweierlei Sprosse, die windenden erst nach hinlänglicher Erstarkung. Viele der tropischen Klettersträucher zeigen dasselbe Phänomen. Auch nach Schenk (l. c., p. 70) kommen vielfach Übergänge zwischen Zweigklimmern und Schlingpflanzen vor.

<sup>2</sup> Vgl. p. 357 dieser Arbeit.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Ein derartiges Verhalten ist bei A. Sprengeri besonders häufig zu besobachten.

wenigstens bei einigen Exemplaren von A. plumosus var. nanus und A. verticillatus zu verfolgen; Wachstumsmessungen liegen nur hinsichtlich des Stengels von A. asper 1 und A. officinalis 2 vor. Zu diesem Behufe wurden die Sproßachsen vom Erdboden aus in verschieden lange Zonen (3 und 5 mm) mittels flüssiger Tusche eingeteilt und immer mittags gemessen. Es zeigte sich, daß das Wachstum der Sprosse, insolange es geradlinig verläuft — weiter verfolgte ich es nicht — ein ausgesprochen akropetales ist, welche Tatsache mit den nachfolgenden Beobachtungen gut im Einklange steht. Aus den beigegebenen Tabellen, die ich des Beispiels halber anführe, erhellt dies zur Genüge.

Asparagus plumosus.

Keimsproß am Licht, im Vorraum des Warmhauses stehend.

-												
	Datum	Zenen									Temperatur	
	17atum	I	11	111	IV	7,	VI	VII	VIII	IX	Temperatur	
-	12. Februar	5	5	5	4						25°	
	13. Februar	5	5	6	9.5	4.5		۰			24°	
-	14. Februar	5	4.5	6	7.5	10					23°	
	15. Februar	5	4.5	6	7.5	7	11.5	6.5			24°	
	16. Februar	5	4.5	в	7.5	7	S	13 5	5	3	220	
	17. Februar	õ	4.5	6	7.5	7	8	7	10	4	24°	
	18. Februar <sup>1</sup>	5	4.5	6	7.5	7	S	7	15	9	26° (sonnig)	

<sup>1</sup> Der Sproß wuchs vom Erdboden an bis zum zweiten Drittel der VIII. Zone, woselbst das erste Phyllokladium auftrat, ganz gerade aufwärts und neigte sich dann unter einem Winkel von 45° über.

<sup>1</sup> Sachs, Über Wachstum und Geotropismus aufrechter Stengel. Flora (Regensburg) Jhg. 56, (1873), p. 963. Die Länge der wachsenden Region (viele Internodien) unterhalb der Knospe beträgt 20 cm. Welche Art unter 4A. asper« gemeint ist, weiß ich nicht.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> J. H. van Burkom, Het Verband tuuschen den Blatstand en de Verdeeling van de Groeisnelheid over den Stengel. (Bei Gebroeders Belinfante 's Gravenhage [1913], p. 30 bis 37.)

## Asparagus plumosus.

Dritter Sproß einer Keimpflanze. Aufstellung wie früher. Temperatur wie oben.

Datum	Zonen								
Datum	I	11	111	IV	V	1	VII		
12. Februar	5	5	5	5	1				
13. Februar	5	5.2	9	11	2 · 25				
14. Februar	5	5.5	9.5	21	6.0				
15. Februar	5	5 • 5	9+5	27.5	13.5	5	3.2		
16. Februar	5	5.5	9.5	28.5	12.5	11.0	5:0		
17. Februar	5	5.5	9.5	28.5	13.0	20.01	9.5		
18. Februar	5	5.5	9.5	28.5	13.52	25	18		

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> In einer Entfernung von 16 mm (von der Sproßspitze an gerechnet) trat das erste Phyllokladium, 4 mm lang, auf.

## Asparagus verticillatus.

#### Siebenter Sproß einer Pflanze.

Die Marken wurden in 3 mm Entfernung voneinander von unten nach oben aufgetragen. Die Messung erfolgte stets gegen 5 Uhr p. m. Aufstellungsort wie früher. (Die Temperatur schwankte zwischen 20 und 26° C.)

Datum	Zonen								
Datum	I	11	111	IV	V	VI	VII	V111	
12. April	3	3	3	3	3	3	3	1	
13. April	3	3	3.5	5	7.0	6	4.5	1	
15. April	3	3	3.5	`5	11.0	24	22	2.5	
16. April	3	3	3.5	5	11.0	25	41	3.5	
17. April <sup>1</sup>	3	3	3.5	5	11.0	25	62	6	
18. April	3	3	3.5	5	11.0	25	79	14	
19. April	3	3	3.5	õ	11.0	25	84	29	

<sup>1</sup> Seitenachsen gelangen bereits zur Entwicklung.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Das Wachstum erfolgte innerhalb der ersten fünf Zonen ganz gerade, in der sechsten Zone erfolgte eine Krümmung, so daß die Sproßspitze (VII. Zone) horizontal überneigte.

# Der Krümmungsvorgang an Sprossen nach einer Reizung.

Es sei hier ein für allemal erwähnt, daß sich die nachfolgenden Ausführungen nur auf Achsen erster Ordnung 1 beziehen, ganz gleichgültig, ob es sich um Keimsprosse handelt oder um solche, die schließlich plagiotrop oder winden werden. Voraussetzung, damit die thigmotropische Empfindlichkeit klar zutage tritt, ist nur, daß die Sprosse durchaus gerade sind und ein ausgiebiges Wachstum in gerader Richtung aufweisen. Wie lange letzteres anhält, hängt nicht allein - abgesehen von den Einflüssen äußerer Faktoren, die gleich besprochen werden - von der Art der Sprosse ab, sondern auch von der Zahl der überhaupt bereits gebildeten Achsen; dieselben erstarken mit dem Alter der Pflanzen immer bis zu einem gewissen Grade. Es ist deshalb untunlich, aus der absoluten Länge der Achse auf die Größe der Empfindlichkeit zu schließen. Ich kann auf Grund von Beobachtungen, durch zahlreiche Messungen gewonnen, nur sagen, daß jene Sproßpartien, beziehungsweise jene Internodien dem äußeren Anscheine nach sich als kontaktempfindlich zu erkennen geben, die zart, biegsam, mehr minder durchsichtig und hellgrün gefärbt erscheinen. Phyllokladien und Seitenachsen sind in den Achseln der an den Sprossen spiralig angeordneten Niederblätter naturgemäß schon angelegt, jedoch von denselben noch bedeckt. Die Dornen letzterer sind in einem derartigen Entwicklungsstadium ganz weich und liegen der Achse mehr weniger an. Ob später jene Sproßpartien (natürlich nur wachstumsfähige), die zwischen den teilweise ausgebildeten Seitenauszweigungen liegen, auch thigmotropisch reizbar sind, habe ich nicht untersucht. Man müßte dann noch auf Gewichtskrümmungen, bedingt durch das einseitige Auftreten solcher Rücksicht nehmen: das Phänomen erscheint ohnehin genügend kompliziert infolge des Umstandes, daß sowohl das Licht als auch die Schwerkraft und Wärme die Wachstumsrichtung der Sprosse beeinflussen.2

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Die zweiter Ordnung werden sich aller Wahrscheinlichkeit nach

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Vgl. Reinke und Newcombe (Fußnote 5 auf p. 360 dieser Mitteilung).

Betreffs des Lichtes ist zu erwähnen, daß sich die Sprosse in jenem Altersstadium, das uns hier interessiert, als stark positiv phototropisch empfindlich erwiesen haben. Da der Berührungsreiz immer eine gewisse Zeit behufs Auslösung eines Effektes einwirken muß, ist es am sichersten, um Fehlschlüsse zu vermeiden, den Reiz von jener Seite her einwirken zu lassen, nach welcher sich die Sprosse infolge des Lichtreizes nicht hinkrümmen würden. Vorsichtsweise kann man die Pflanzen in dieser Lage belassen, in welcher der Reaktionsverlauf der thigmotropisch gereizten Sprosse naturgemäß infolge des Phototropismus in gewissem Grade beeinflußt wird,1 oder man läßt die Pflanzen dann, um eine allseits gleichmäßige Beleuchtung herzustellen, auf einer horizontal gestellten Scheibe entsprechend rasch drehen.2 Die Sprosse haben sich auch als stark geotropisch empfindlich erwiesen, wie einfache Versuche lehrten, und wirkt deshalb der Geotropismus in jedem Momente der thigmotropischen Reaktion entgegen;3 dieselbe kommt dadurch naturgemäß nicht in voller Stärke zum Ausdruck.4

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> In welchem Maße dies geschieht, habe ich noch nicht untersucht.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Den richtenden Einfluß des Lichtes durch geeignete Lichtfilter während der ganzen Versuchsdauer einwandfrei auszuschalten, war mir bisher leider nicht möglich.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Wenn man zwar gerade, aber schief gewachsene Sprosse für die Versuche zur Verfügung hat, ist es zweckmäßig dieselben nur auf jenen Seiten zu reizen, nach welchen sie sich infolge des Geotropismus nicht hinkrümmen würden.

<sup>4</sup> Es lag nahe zu untersuchen, wie sich die Kontaktreizbarkeit an solchen Sprossen geltend macht, bei denen der Einfluß der Schwerkraft von allen Seiten gleichmäßig angreifend gemacht wurde. Merkwürdigerweise stellte sich bisher an Sprossen, die um eine horizontale Achse rotierten, selbst nach starker Reizung nie eine thigmotropische Reaktion ein; es verhalten sich also diese ebenso wie die \*Cuscuta\*-Sprosse nach den Untersuchungen von Peirce (A contribution to the Physiology of the Genus \*Cuscuta\*. Ann. of Botany. Vol. VIII, Nr. 29 [1894], p. 86 und 116) und Spisar (vgl. die Fußnote 4 auf p. 354 dieser Arbeitt. Ob der Mangel eines Reaktionsvermögens bei meinen Sprossen eventuell durch den unruhigen Gang des Klinostaten verursacht wurde, vermag ich einstweilen nicht zu entscheiden. Es könnte ja die Unempfindlichkeit auch dadurch bedingt sein, daß die verschiedenen Seiten der kräftig wachsenden, biegsamen Sprosse

Hinsichtlich der Wärme sind für gewöhnlich keine besonderen Maßregeln zu ergreifen, da sich eine thermotropische (und zwar negative) Krümmung 1 nur dann einstellt, wenn bedeutende Temperaturdifferenzen auf den verschiedenen Seiten der Achsen vorhanden sind.

Damit die Sprosse auf einen Kontaktreiz hin deutlich reagieren, ist es, da wir gesehen haben, daß es sich hierbei um eine Wachstumserscheinung handelt, selbstverständlich notwendig, die Versuchspflanzen in einem Raume unter günstigen Temperaturverhältnissen (am besten bei einer Temperatur von ungefähr 22 bis 26° C.) bei relativ hoher Luftfeuchtigkeit zu halten und unter diesen Bedingungen auch zu experimentieren. Sämtliche Versuche habe ich in einem Warmhause, beziehungsweise einem Vorraum desselben durchgeführt, in welch letzterem die Luft auch nicht verunreinigt war. Daß trotz alledem die Sprosse mancher Pflanzen nur ganz schwach oder auch gar nicht auf eine Berührung hin reagierten, sei noch erwähnt; wir stehen diesbezüglich genau vor demselben Rätsel, das sich auch bei Untersuchungen über Ranken oftmals so unangenehm bemerkbar macht.

Die thigmotropische Empfindlichkeit äußert sich nach einer hinreichend starken Berührung mit einem geeigneten Gegenstande — welcher Art derselbe sein muß, wird gleich erwähnt werden — bei Einhalten der früher erwähnten Vorsichtsmaßregeln in der Weise, daß der Sproß nach einem, bei den einzelnen Achsen verschieden langen Zeitraum (45 bis 60 Minuten) oftmals aber auch schon früher, je nach dem Grade der Sensibilität, sich unter einem Winkel von 15 bis 25° (im Maximum von 42°)² gegen jene Seite

infolge ihres Eigengewichtes bei der Rotation immer abwechselnd auf Zug und Druck in Anspruch genommen werden.

<sup>1</sup> Newcombe C. F., 1, c., p. 13.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Die Größe des Ablenkungswinkels wurde von der Normalen beziehungsweise von der Richtung der Achse an gewöhnlich mit Hilfe eines Transporteurs gemessen oder es wurde der Radius der eingetretenen Krümmung nach der alten Sachs'schen Methode bestimmt (durch Anlegen

hin wendet, an welcher er berührt wurde. Welche Seite gereizt wird, ist ganz gleichgültig; es ließ sich diesbezüglich kein Unterschied erkennen und sind die Sprosse wenigstens in den untersuchten Altersstadien, wo sie radiär sind, auf allen Seiten gleichmäßig als kontaktempfindlich zu bezeichnen.

Der Beginn der Krümmung, die sich zuerst etwas unterhalb der Vegetationsspitze einstellt und dann nach abwärts schreitet, ist verschieden (im Durchschnitt 35 Minuten nach der Reizung) und das Maximum der Krümmung wird dann rasch erreicht. Wenn dies geschehen ist, beginnt die rückläufige Bewegung der Sprosse; nachdem die ursprüngliche vertikale Lage wieder erreicht ist.2 sieht man die Achse nach der entgegengesetzten Seite hin sich krümmen, jedoch in nicht so ausgiebigem Maße, als dies nach der gereizten Seite hin geschehen ist; schließlich pendelt der Sproß in seine Ruhelage zurück. Manchmal geschieht es aber auch, daß der Sproß sich noch einmal etwas gegen die ursprünglich gereizte Seite hinwendet und erst dann wieder in die ursprüngliche vertikale Ruhelage zurückgeht. Des Raumes halber können hier nicht alle Versuchsprotokolle veröffentlicht werden und möchte ich zur Ergänzung des oben Gesagten nur einen Versuch näher beschreiben.

Ein 7.4 cm hoher Sproß (der neunte) eines Asparagus plumosus-Exemplars wurde um 10<sup>h</sup> 15<sup>m</sup> fünfmal mittels eines abgerundeten Holzstabes (von der Dicke eines Bleistiftes) von unten nach oben gestrichen. Temperatur 22.5°.

von Zelluloidplatten, in welche Kreise von bekanntem Halbmesser eingeritzt waren, an die gekrümmte Achsenpartie). Die von Artur Tröndle veröffentlichte Methode der Bestimmung des Ablenkungswinkels erschien mir für meine Zwecke zu umständlich. Vgl. A. Tröndle, Der zeitliche Verbuf der geotropischen Reaktion und die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Koleoptile. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 52 (1913), p. 187 u. f.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Eine Gesetzmäßigkeit betreffs der Zeit, die hierzu nötig war, ergab sich nicht im Vergleich zu der Geschwindigkeit, mit welcher die Krümmung gegen die Seite hin erfolgte, von welcher der Reizanlaß wirksam war.

Um 10<sup>h</sup> 45<sup>m</sup> Ablenkung 20° gegen die Kontaktseite.

- » 11<sup>h</sup> 06<sup>m</sup> Ablenkung 30° gegen die Kontaktseite.
- 11<sup>h</sup> 22<sup>m</sup> wird die rückläufige Bewegung angetreten.
- » 11<sup>h</sup> 27<sup>m</sup> Sproß gerade!
- » 11<sup>h</sup> 42<sup>m</sup> Sproß um 10° von der Vertikalen weg nach der der Kontaktseite entgegengesetzten Richtung gewendet.
- » 12h 20m Sproß wieder gerade.

Die Reizung der Sprosse vollführte ich mit den verschiedenartigsten Medien, Glas- und Holzstäben (letztere waren aus Koniferenholz gefertigt und kantig oder rund zugeschnitten worden), feinen Haarpinseln, steifen Federchen von Vögeln, länglich geformten Stücken aus weißem, reinstem Wachs,1 der reinen Fingerbeere usw. und zwar in der Weise, daß ich die Achsen der ganzen Länge nach gewöhnlich mehreremale von unten nach oben oder auch in umgekehrter Richtung so strich, daß sie möglichst wenig aus der ihr eigentümlichen Wachstumsrichtung abgelenkt wurden. Am wenigsten eignen sich für obige Zwecke die eben erwähnten Pinsel, da die einzelnen Haare derselben beim Hinauf- oder Hinunterstreichen längs der Achse sich leicht in den Räumen fangen, die zwischen den Niederblättern und der Achse auftreten und auf diese Weise ein Verbiegen der zarten Sprosse unter Umständen auf rein mechanischem Wege herbeigeführt wird.

Ich vermutete ursprünglich, daß die Empfindlichkeit gegenüber einer Berührung auf bestimmte Teile der Achse oder auf die Niederblätter, beziehungsweise jene Partien derselben beschränkt erscheint, die in Dornen umgewandelt werden und der Befestigung der Achsen an irgendwelchen Gegenständen dienen. Versuche lehrten jedoch, daß dem nicht so ist; eine Lokalisation des Empfindungsvermögens ließ sich nirgends nachweisen, ebensowenig irgendwelche Reizleitungsvorgänge; die thigmotropischen Krümmungen werden seitens der entsprechend gereizten Internodien,<sup>2</sup> soviel ich bis jetzt gesehen, ausgeführt.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Von der Härte, die demselben bei Zimmertemperatur eigen ist.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Ob besondere Bildungen der Epidermis, eventuell Fühlpapillen auf ein Trop indungsvermögen der Achsen hinweisen, habe ich noch nicht untersucht.

Was die Größe der Empfindlichkeit anbetrifft, so ist zu erwähnen, daß ich gewöhnlich die einzelnen Sprosse sechsbis achtmal in der früher angegebenen Weise strich, damit nicht der Reaktionsverlauf infolge einer zu geringen Sensibilität der Sprosse eventuell ganz ausbleibe. Daß es aber auch Achsen gibt, die einem Kontakt gegenüber sehr empfindlich sind, erhellt am besten daraus, daß selbst ein einmaliges Streichen — in welcher Richtung und mit welchem der früher erwähnten Gegenstände dies geschieht, ist belanglos — oftmals genügte, um eine thigmotropische Reaktion auszulösen. So wurde, um nur ein Beispiel zu erwähnen, der siebente Sproß einer Asparagus plumosus var. robustus 1-Pflanze, der in früher angegebener Weise bei einer Temperatur von 21° rotieren gelassen wurde, nur einmal mittels eines Holzstabes gestrichen; nach Verlauf von 51 Minuten konnte bereits eine Ablenkung von 12 bis 15° von der Vertikalen konstatiert werden. Eine halbe Stunde später war der Sproß wieder gerade und nach weiteren 35 Minuten 10° nach der der Reizung entgegengesetzt gelegenen Seite gekrümmt. Leider gelang es mir bisher nicht, den Grad der thigmotropischen Empfindlichkeit in Zahlen auszudrücken und zwar einesteils infolge des Umstandes, daß mir zu wenig Untersuchungsmaterial zur Verfügung stand, andrerseits wegen der Schwierigkeit der Versuchsanstellung. Ich hoffe aber, daß eine Methode, die ich jetzt auszuarbeiten im Begriffe bin, nach vielen vergeblichen Versuchen doch zum Ziele führen wird; ich gedenke darüber noch später zu berichten.

# Übereinstimmung im Verhalten der kontaktempfindlichen Asparagus-Sprosse mit dem der Ranken.

Als Beweise dafür, daß die Kontaktreizbarkeit der Asparagus-Sprosse dem Wesen nach der der Ranken zum mindesten sehr ähnlich ist, können folgende Beobachtungen dienen.

<sup>1</sup> Versuche diesbezüglich wurden außer mit dieser Varietät noch mit A. verticillatus ausgeführt.

Pfeffer hat bekanntlich den Nachweis erbracht, daß »zur Erzielung einer Reizung in der sensiblen Zone einer Ranke diskrete Punkte beschränkter Ausdehnung gleichzeitig oder in genügend schneller Aufeinanderfolge von Stoß oder Zug hinreichender Intensität betroffen werden müssen. Dagegen reagiert die Ranke nicht, sobald der Stoß alle Punkte eines größeren Flächenstückes mit ungefähr gleicher Intensität trifft, so daß also die Kompression benachbarter Punkte erhebliche Differenzen nicht erreicht«, welche Verhältnisse dann realisiert erscheinen, wenn die Reizung mittels 5- bis 14prozentiger und zwar genügend feucht gehaltener Gelatine versucht wird. Wenn man nun Asparagus-Sprosse, die, wie schon früher erwähnt, gestaltet und dem Anschein nach kontaktempfindlich sind, unter Berücksichtigung aller Vorsichtsmaßregeln (dasselbe gilt auch für die nachfolgenden Ausführungen) mit einem Glasstab, der mit neutral reagierender Gelatine (ich verwendete 14prozentige) hinreichend dick überzogen ist und mit Wasser genügend befeuchtet wurde, noch so oft streicht, so wird niemals eine thigmotropische Reaktion ausgelöst. Ich habe zahlreiche Versuche (nebst Kontrollversuchen) diesbezüglich angestellt und kein einziges Mal eine Ausnahme beobachtet.

Einen solchen möchte ich nur des Beispiels halber erwähnen: ein Asparagus plumosus var. nanus-Sproß, der  $10\cdot 2~cm$  hoch war (sechster Sproß der Pflanze) und ein  $11\cdot 2~cm$  hoher Sproß (vierter einer anderen Pflanze) wurden je fünfmal mit einem Holzstabe, beziehungsweise einem feuchten Gelatinestabe von oberwähnter Beschaffenheit von unten hinauf gestrichen. Während bei der mit Holz gereizten Achse bereits nach Verlauf von 30 Minuten eine Ablenkung von  $10^\circ$  gegen die Kontaktseite und nach weiteren 15 Minuten dieselbe doppelt so groß war als nach Verlauf der ersten halben Stunde, ließ sich weder zu diesem Zeitpunkt noch später an der mit dem nassen Gelatinestab gereizten Achse eine Bewegungserscheinung wahrnehmen.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Pfeffer, Zur Kenntnis der Kontaktreize. Untersuchungen aus dem Bot. Institut zu Tübingen, Bd. I (1885), p. 499.

Eine weitere Analogie mit der Kontaktempfindlichkeit der Ranken und zwar der allseits haptotropisch empfindlichen,¹ bieten die Asparagus-Sprosse insoferne, als auch sie, wenn zwei gegenüberliegende Seiten gleichzeitig und mit annähernd gleicher Stärke gereizt werden, keine Krümmungsbewegung ausführen. Wir haben gesehen, daß die Achsen allseits gleich empfindlich sind; es ist deshalb ganz gleichgültig, welche zwei gegenüberliegende Seiten gereizt werden. Am einfachsten läßt sich der Versuch in der Weise ausführen, daß man einen Sproß mittels der Daumen- und Zeigefingerbeeren sanft anfaßt und denselben sodann einige Male sachte von unten nach oben zwischen den Fingern durchgleiten läßt. Ich habe den Versuch oft auch so durchgeführt, daß ich je einen Gegenstand von gleicher früher erwähnter Beschaffenheit in die rechte und linke Hand nahm und den Sproß in bekannter Weise entsprechend strich.

# Die Bedeutung der Kontaktreizbarkeit für die Asparagus-Sprosse.

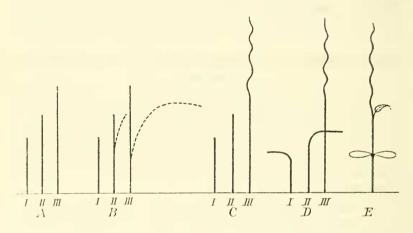
Nachdem die vorliegende Untersuchung ergeben hat, daß von den hier betrachteten, verschiedenen Asparagus-Arten und Varietäten alle, zwei ausgenommen, auf einen Berührungsbeziehungsweise Tastreiz zu reagieren vermögen, ist es naheliegend, nach der biologischen Bedeutung dieser Eigentümlichkeit zu fragen.

Dieselbe liegt jedenfalls darin, daß den einzelnen Sprossen eine größere Möglichkeit geboten wird, irgendeine Stütze ausfindig zu machen, an welche sie sich mit Hilfe der Niederblätter anheften können, als wenn sie nicht mit thigmotropischer Empfindlichkeit ausgestattet wären. Das Gleiche gilt aller Wahrscheinlichkeit nach für die von den Hauptsprossen ausladenden Seitenachsen behufs Verankerung in passender Umgebung, welchem Zwecke auch die Phyllokladien dienen. Es braucht ja nur die Bewegung der Luft mit hinreichender Stärke und in genügend rascher Aufeinanderfolge die schwachen Sprosse aus ihrer Ruhelage in Berührung mit irgendwelchen

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Vgl. Fitting, Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. 39 (1903), p. 426.

Pflanzenteilen, ob sie lebend oder tot sind, ist gleichgültig, zu bringen, um eine thigmotropische Reaktion auszulösen. Auf diese Weise kann die ganze Wachstumsrichtung der Achsen in Verbindung mit ihrem photo- und geotropischen Reaktionsvermögen günstig beeinflußt und für das Fortkommen der einzelnen Individuen wichtig werden.

Noch von einem anderen Gesichtspunkt erscheint mir der Nachweis der Kontaktreizbarkeit für die Asparagus-Sprosse erwähnenswert. Wir haben gesehen, daß die untersuchten Sprosse ganz verschiedene Wachstumsverhältnisse aufweisen, welche nach dem Vorhergesagten (vgl. p. 358 u. f. dieser Arbeit) vielleicht am übersichtlichsten durch die nachfolgende Skizze zum Ausdruck gebracht werden können.



Typus A: A. officinalis. Sämtliche Sprosse stets orthotrop wachsend und nicht kontaktreizbar.

Typus $B$ :	A. Sprengeri, A. acutifolius und	Alle Sprosse in
	A. decumbens. <sup>2</sup>	der Jugend
Typus C:	A. decumbens. <sup>2</sup> A. verticillatus. A. plumosus und dessen verschiedene Varietäten.	orthotrop
Typus D:	A. plumosus und dessen ver-	wachsend und
2.1	schiedene Varietäten.	kontaktreizbar.

<sup>1</sup> Stellt nach Reinke (l.c., p. 223) den Grundtypus der ganzen Gattung dar.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> A. spinosus berücksichtige ich hier nicht wegen der bereits auf p. 357, Fußnote 2, mitgeteilten Verhältnisse. Entweder ist diese Art dem Typus B oder C anzureihen.

Die Vertreter des Typus B neigen, wenn die Pflanzen ein gewisses Alter und die Sprosse eine gewisse Länge erreicht haben, infolge des Eigengewichtes über, während die des Typus C und D zu winden beginnen (Typus D unterscheidet sich von den vorhergehenden nur dadurch, daß die ersten Sprosse unter dem Einfluß äußerer Faktoren schließlich in plagiotroper Richtung in verschieden starkem Grade wachsen). Wir sehen also bei den untersuchten Vertretern dieser Gattung nicht nur eine fortlaufende Reihe in der Entwicklung von aufrecht wachsenden bis zu windenden Formen, sondern auch eben dasselbe betreffs der Sprosse des einzelnen Individuums bei ein und derselben Art (Typus C und D).

Es ist naheliegend, aus der Tatsache, daß die Windesprosse der verschiedenen Arten dieser Gattung in der Jugend einer Berührung gegenüber empfindlich sind und erst dann, wenn sie eine gewisse Länge erreicht haben, zu winden beginnen, zu schließen, daß die Kontaktreizbarkeit hier und in manchen anderen Fällen im Zusammenhang mit dem Windephänomen stehe und daß letzteres im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Pflanze aus ersterer hervorgegangen sei.<sup>2</sup>

Bei einer dicotylen Windepflanze (durch Fig. E schematisch dargestellt) liegen bei näherer Betrachtung ganz ähnliche Verhältnisse wie beim Genus Asparagus vor. Ein Unterschied besteht nur darin, daß die gleichen Wachstumserscheinungen, die den verschieden alten, nacheinander sich entwickelnden Sproßsystemen der uns hier interessierenden monocotylen Gattung eigentümlich sind, bei den Dicotylen an einem einzigen Sprosse übereinander auftreten. Die Hypobeziehungsweise Epikotyle (oder beide) von Windepflanzen wachsen ja gewöhnlich gerade orthotrop aufwärts 3 und

<sup>1</sup> Vgl. Reinke: 1. c., p. 222.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Kohl F. G. (Beitrag zur Kenntnis des Windens der Pflanzen. Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. 15 [1884]. p. 342) erwähnt, daß die windenden Internodien der Schlingpflanzen gegen dauernde Berührung empfindlich sind und daß die dauernd berührte Seite im Wachstumhinter den übrigen zurückbleibt.

<sup>3</sup> Ausnahmen kommen auch vor, zum Beispiel Physostigma venenosum.

erst die nachher gebildeten Internodien führen Windebewegungen aus.

Vielleicht werden von diesem Gesichtspunkte aus angestellte Versuche noch unsere Kenntnisse über die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit im Pflanzenreich erweitern.

### Zusammenfassung der wichtigeren Ergebnisse.

- 1. Nicht nur die Keimsprosse, sondern auch die nach diesen entstehenden Achsen von verschiedenen Asparagus-Arten (A. Spreugeri, A. decumbens, A. acutifolius, A. verticillatus, A. plumosus und mehrere Varietäten desselben) sind im Jugendzustande einer Berührung gegenüber empfindlich; die Keimsprosse von A. officinalis und A. medeoloides (Myrsiphyllum asparagoides) sowie die Folgesprosse letzterer Art haben sich jedoch als nicht kontaktreizbar erwiesen.
- 2. Die Kontaktreizbarkeit äußert sich in einer Krümmungsbewegung, die durch Wachstum verursacht wird, und zwar gegen jene Seite hin, von der der Berührungsreiz her erfolgt; die Krümmung ist demnach als eine thigmotropische zu bezeichnen. Nach einer gewissen Zeit findet ein Ausklingen des Berührungsreizes statt und die ursprüngliche, gerade Wachstumsrichtung der Sprosse wird wieder eingeschlagen.
- 3. Die thigmotropische Reaktion kann durch Berühren (Streichen) der Achsen mit verschiedenen Medien (Glas- und Holzstäben, feinen Haarpinseln, steifen Federchen, Wachsstückchen usw.) hervorgerufen werden, wofern dies in hinreichender Stärke geschieht; mit Gelatine (14 prozentiger) überzogene, genügend feucht gehaltene Glasstäbe haben sich jedoch behufs Auslösung einer thigmotropischen Reaktion stets als unwirksam erwiesen.
- 4. Die Achsen sind auf allen Seiten gleich stark thigmotropisch reizbar; werden zwei gegenüberliegende Sproßpartien mit gleicher Intensität gereizt, so erfolgt keine Krümmungsbewegung.

5. Der Umstand, daß bei gewissen Vertretern des Genus Asparagus (A. verticillatus, A. plumosus und dessen Varietäten) ursprünglich ganz gerade, thigmotropisch reizbare Achsen während der Ontogenese in Windesprosse auswachsen, macht den Zusammenhang des Windephänomens mit der Erscheinung der Kontaktreizbarkeit höchst wahrscheinlich.